

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESTRATEGIAS DE DEFENSA FÍSICA CONTRA LA HERBIVORÍA
DE DOCE ESPECIES DE ÁRBOLES QUE HABITAN EN
POBLACIONES AGREGADAS Y NO AGREGADAS DENTRO DE LA
PARCELA DINÁMICA DEL BOSQUE YASUNÍ, AMAZONÍA DEL
ECUADOR**

Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias

Biológicas

JOHANNA DANIELA COBO QUINCHE

Quito, 2016

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Yo, Rafael Cárdenas Muñoz, Director de la Disertación, certifico que la señorita Johanna Daniela Cobo Quinche ha realizado la investigación sobre el tema: “Estrategias de defensa física contra la herbivoría de doce especies de árboles que habitan en poblaciones agregadas y no agregadas dentro de la Parcela Dinámica del Bosque Yasuní, Amazonía del Ecuador” de acuerdo a las normas y técnicas establecidas. Una vez concluido y revisado el trabajo, conforme con las disposiciones reglamentarias, autorizo la presentación del informe respectivo.

Rafael Cárdenas Muñoz. PhD

Director de la Disertación

Quito, 18 de abril de 2016

“Los muchachos se fatigan y se cansan,
los jóvenes flaquean y caen;
pero los que esperan a Jehová
tendrán nuevas fuerzas”

Isaías 40: 30-31

AGRADECIMIENTOS

A Dios, en primera instancia por darme la gracia de estudiar la carrera de Biología, la cual me demostró que el eterno poder y deidad de Dios, se hacen visibles en la perfecta y compleja naturaleza.

A mis padres, Elba y Fernando, quienes siempre con mucho esfuerzo y amor incondicional han proporcionado lo mejor para mi vida y hecho realidad muchos de mis anhelos. A mi hermano David, quien siempre compartió conmigo el corazón y la palabra de Dios en varias etapas de mi vida.

A mi director de tesis, Rafael Cárdenas por permitirme trabajar junto a él y aprender por medio de varias situaciones a pensar, actuar, aceptar y avanzar. Agradezco también a la Dra. Ma. Eugenia Ordoñez por sus acertadas revisiones y sugerencias en la redacción de este trabajo. De igual forma, al Dr. Renato Valencia por su aporte y ayuda incondicional durante el desarrollo de esta investigación. Al MSc. Jaime Jaramillo, aunque ahora no está con nosotros, fue él quien me inspiró el amor por la botánica y la investigación en el campo.

A las personas que trabajan dentro de parcela de 50 ha del proyecto “Dinámica del Bosque Yasuní”. Mi eterna gratitud a Pablo Alvia y Anelio Loor por su amistad, identificación de los individuos en campo, colección y análisis de datos.

A todos mis amigos del corazón, por su cariño y amistad, además de ser como mi familia. En especial a Mishell Madera, quien como una hermana y mejor amiga estuve en los buenos y densos momentos de toda esta investigación. A Esteban Calvache, con quien compartí los hábitats más fríos de la naturaleza y aun así fuiste y eres el mejor apoyo que tengo. A Mayra Nacimba, mi hermana y amiga en el Yasuní y en la vida.

TABLA DE CONTENIDO

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT	3
3. MANUSCRITO PARA PUBLICACIÓN	5
INTRODUCCIÓN	6
MATERIALES Y MÉTODOS	9
Área de estudio.....	9
Especies seleccionadas	10
Muestreo para las mediciones de los rasgos físicos de las hojas	11
Mediciones para análisis de las características físicas de las hojas.....	12
Mediciones para la obtención de las tasas de crecimiento relativas	14
Análisis estadísticos	15
RESULTADOS	17
Comparaciones de la resistencia física de las hojas de juveniles y adultos	17
Comparaciones de la resistencia física de las hojas en función de la agregación espacial.....	17
Tasa de crecimiento relativo vs. la agregación espacial de las especies y las características físicas	18
Defensas físicas de las hojas a nivel global del área de estudio.....	19
DISCUSIÓN	20
Resistencia física de las hojas: juveniles vs. adultos.....	20
Resistencia física en función de la agregación espacial de las especies	21

Tasas de crecimiento relativo y la compensación (trade-off) entre defensa–crecimiento relativo de las plantas	23
La resistencia de la hoja como función de la distancia espacial de los conespecíficos	24
CONCLUSIÓN.....	25
AGRADECIMIENTOS	26
INFORMACIÓN ADICIONAL (DATA ACCESSIBILITY).....	27
REFERENCIAS.....	28
FIGURAS	34
TABLAS	38
APÉNDICES (INFORMACIÓN ADICIONAL)	39
AUTHOR GUIDELINES	45

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Relación entre los rasgos de defensa física de las hojas y la agregación espacial.	34
Figura 2. Tasas de crecimiento relativo en función de la agregación espacial.....	35
Figura 3. Rasgos de defensa física de las hojas en función de la tasa de crecimiento relativo de las doce especies de plantas estudiadas	36
Figura 4. Correlación de los rasgos de defensa física de las hojas en función de la distancia entre sus conespecíficos.....	37

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Comparación entre los rasgos físicos de las hojas entre juveniles y adultos.....	38
--	----

LISTA DE ANEXOS

Apéndice S1. Área de estudio.....	39
Figura S1. Ubicación del área de estudio.....	39
Apéndice S2. Comparaciones de los rasgos de resistencia física entre los grupos de las especies agregadas y no agregadas.....	41
Figura S2. Comparación de los rasgos de defensa física de las hojas entre los grupos de las especies agregadas y no agregadas.....	42
Tabla S1. Lista de las especies de plantas y su posición taxonómica.....	43
Tabla S2. Promedios de los diámetros a la altura del pecho (dap) de los árboles muestreados en el estudio.....	44

LISTA DE ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado
°C	Grados celsius
cm	Centímetros
dap	Diámetro a la altura del pecho
ha	Hectárea
m	Metros
Max	Máximo
Min	Mínimo
mm	Milímetros
mm year ⁻¹	Milímetros por año (tasa de crecimiento)
mm ²	Milímetros cuadrados
N	Newtons
NDD	Dependencia Negativa de la Densidad
Nmax mm ⁻¹	Fuerza máxima por unidad de fractura
Nmax mm ⁻²	Fuerza máxima por unidad de fractura al cuadrado
s × N	Fuerza por unidad de tiempo (al área bajo la curva)
s × N mm ⁻¹	Fuerza por unidad de fractura
PDBY	Parcela “Dinámica del Bosque Yasuní”
PNY	Parque Nacional Yasuní
ECY	Estación Científica Yasuní

1. RESUMEN

1. Una de las hipótesis más aceptadas para explicar la coexistencia de la diversidad de especies de árboles en los bosques tropicales es la dependencia negativa de la densidad (NDD por sus siglas en inglés). Según esta hipótesis, el reclutamiento de los individuos jóvenes (plántulas) es menor en áreas donde la densidad de conespecíficos es mayor. Este hecho estaría ocurriendo por la competencia intraespecífica y propagación de plagas (herbivoría y parasitismo) provenientes de los adultos hospederos. Sin embargo, existen especies de plantas que desafían los supuestos de la NDD y habitan en agregación espacial. Varios estudios han demostrado que en los bosques tropicales lluviosos, las características físicas o mecánicas de las hojas reducen significativamente las probabilidades de daño causado por la herbivoría, pero hasta qué punto las defensas físicas guardan relación con el crecimiento y supervivencia de las plantas en estos ecosistemas, aún no está bien comprendido.

2. Con el fin de probar si las especies de plantas que habitan en agregación espacial (tanto juveniles como adultos) se defienden mejor que aquellas especies que no habitan en agregación, se midió y comparó cuatro rasgos físicos de las hojas relacionadas con una mayor resistencia a la herbivoría. Las características como el grosor de la hoja y la resistencia de la hoja al rasgado, perforado y corte fueron analizadas en 12 especies de plantas (agregadas y no agregadas) en una parcela de 50 ha dentro del PNY. En base a los datos de los censos de la PDBY (1995- 2008) y mediciones tomadas en el año 2015, se estimó la tasa de crecimiento relativo de las especies estudiadas, para comprobar si existe una compensación de costo-beneficio (*trade-off*) en la energía invertida en el crecimiento y la energía invertida en defenderse, para los dos grupos de plantas.

3. Las defensas físicas de las hojas no difirieron entre especies agregadas y no agregadas, y tampoco entre juveniles y adultos. Independientemente de la agregación espacial de las especies, los rasgos de resistencia de las hojas se correlacionaron positivamente a menor distancia entre los vecinos conespecíficos de sus alrededores, a excepción del grosor de la hoja. Para ambos grupos de plantas no se encontró una compensación (*trade-off*) de costo-beneficio en la inversión de energía entre el crecimiento de la planta y las defensas físicas.

4. *Síntesis*. Este estudio reveló que la densidad conespecífica, y no la agregación espacial de las especies, está relacionada positivamente con los valores de resistencia de la planta, y negativamente relacionada con el grosor de la hoja. Estos resultados respaldarían a la NDD como un proceso que selecciona y actúa efectivamente sobre las especies que se defienden de mejor manera de los herbívoros y parásitos. En cuanto al grosor de la hoja, se sugiere que esta característica no debe ser tomada en cuenta como un rasgo de resistencia física contra los herbívoros, sino como de defensa asociada a la limitación de nutrientes.

Palabras claves: Agregación espacial, Amazonía, densidad conespecífica, defensas físicas de las hojas, Ecuador, rasgos físicos de las hojas, *trade-off* crecimiento relativo - defensa

2. ABSTRACT

1. One of the most accepted hypotheses to explain the coexistence of tree species diversity in tropical forests is the negative density dependence (NDD). According to this, the recruitment of young individuals (seedlings) is lower in high conspecific density areas. This fact would be happening due to intraspecific competition and pest propagation (herbivory and parasitism) from adult hosts. However, there are plant species that defy the NDD assumptions and inhabit in spatial aggregation. In tropical rain forests, leaf physical defenses have shown to reduce herbivore damage significantly, but is not yet well understood up to what extent physical defenses are related to growth and survival of plants in these ecosystems.

2. To test whether the aggregated species (both saplings as adult trees) defend themselves better than those non-aggregated, we measured and compared four leaf physical traits related to increased herbivory resistance. Traits such as leaf thickness and leaf resistance to tear, punch and shear were assessed in 12 plant species (aggregated and non-aggregated) in YFDP within the YNP. Census data from YFDP (1995-2008) and taken data in 2015, allowed us to estimate relative growth rates of the studied species to verify whether there exist a cost-benefit trade-off in the invested energy to grow and defend.

3. Leaf physical defenses did not differ between aggregated and non-aggregated species, either between saplings and adult trees. Regardless of the aggregation level, leaf physical resistance values were positively correlated when there is smaller distance between neighbors of the same species in the surroundings, while leaf thickness was negatively correlated. No cost-benefit trade-off in energy investment between growth and defenses was found.

4. *Synthesis.* This study revealed that conspecific density, and not the aggregation level of species, is positively correlated with plant resistance values, except for leaf thickness. It would support the NDD as a process that chooses and acts effectively on species that defend themselves more properly against herbivores and parasites. Regarding leaf thickness, we suggest that this trait should not be taken into account as a physical resistant trait against herbivores, but rather as a defense associated with nutrient limitations.

Key words: Amazonian, Ecuador, growth-defense trade-off, leaf physical defense, leaf resistance traits, relative growth rate, spatial aggregation.

3. MANUSCRITO PARA PUBLICACIÓN

REVISTA

Journal of Ecology

TÍTULO

Estrategias de defensa física contra la herbivoría de doce especies de árboles que habitan en poblaciones agregadas y no agregadas dentro de la Parcela Dinámica del Bosque Yasuní, Amazonía del Ecuador

AUTORES

Johanna Cobo^{1,2*}, Rafael E. Cárdenas M^{1,2*}

¹ Museo de Zoología QCAZ, Laboratorio de Entomología, Escuela de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Av. 12 de octubre 1076 y Roca, Apdo. 17-01-2184, Quito, Ecuador; ² Herbario QCA, Laboratorio de Ecología de Plantas, Escuela de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Av. 12 de octubre 1076 y Roca, Apdo. 17-01-2184, Quito, Ecuador.

*e-mail: recardenasm@yahoo.com

Tel. (+593 9) 83510303

INTRODUCCIÓN

El bosque tropical Amazónico exhibe una inmensa biodiversidad tanto de flora como de fauna. Sin embargo, no es solo su riqueza en la biota lo que llama la atención, sino también, la complejidad en su funcionamiento y el equilibrio del ecosistema en que se desenvuelven y mantienen las diferentes especies (Begon, Townsend & Harper 2006).

Una pregunta central en Ecología es entender cómo tanta diversidad de vida puede mantenerse en equilibrio en áreas relativamente pequeñas (Wright 2002). Por ejemplo, 25 ha de bosque tropical amazónico pueden albergar casi 1104 especies (Valencia *et al.* 2004a), en dos hectáreas se han encontrado alrededor de 825 especies de árboles (Romoleroux *et al.* 1997) y en una hectárea habitan más de 670 especies (Pérez *et al.* 2014). Considerando que una hectárea puede albergar a más de la mitad de las especies de árboles que se encuentran en 25 ha, surge la pregunta ¿cómo logran coexistir tantas especies juntas en espacios relativamente pequeños?

Uno de los procesos ecológicos que explican este fenómeno es el de la dependencia negativa de la densidad (NDD por sus siglas en inglés), el cual manifiesta que el reclutamiento de los individuos juveniles (plántulas) es menor en áreas de alta densidad de individuos de la misma especie (conespecíficos) (Johnson *et al.* 2012). Este hecho podría ocurrir por la competencia intraespecífica y propagación de plagas (herbivoría y parasitismo) provenientes de los adultos hospederos (Peters 2003; Gonzales *et al.* 2010; Johnson *et al.* 2012; Bachelot & Kobe 2013). De esta manera, los enemigos naturales (herbívoros y patógenos) actuarán más eficientemente en las especies más densamente agregadas, reduciendo así sus probabilidades de supervivencia (Janzen 1970; Connell 1971; Bagchi *et al.* 2010; Johnson *et al.* 2012; Coley & Kursar 2014).

En las regiones tropicales, la tasa y presión de herbivoría es más alta que en las zonas templadas (Coley & Barone 1996; Salazar & Marquis 2012). Es probable que tal presión por parte de los herbívoros en los trópicos haya incidido en que las plantas desarrollen mayor variedad de defensas ante sus predadores (Coley & Barone 1996). Además, esta variedad de defensas podría situar a las plantas en un dilema durante su desarrollo hacia la adultez, pues deben compensar la inversión en el crecimiento con la inversión en las defensas. Esta compensación implicaría un costo-beneficio que en inglés se conoce como *growing vs. defense trade-off* (Herms & Mattson 1992; Coley & Barone 1996; Boege & Marquis 2005; Fine *et al.* 2006). Por ejemplo, algunas especies pioneras de rápido crecimiento invierten significativamente más en su crecimiento que en sus defensas. Por otro lado, especies tolerantes a la sombra invierten más en sus defensas que en su crecimiento (Fine *et al.* 2006; Boyden *et al.* 2009). Por esta razón, el equilibrio entre ‘crecer y defenderse’ puede ser la clave para entender las estrategias de supervivencia que las plantas usan en los ecosistemas naturales como los bosques lluviosos tropicales (Onoda *et al.* 2011; Houter & Pons 2014).

En los bosques tropicales, las hojas jóvenes de los árboles suelen diferenciarse tanto física como químicamente de las hojas adultas. Asimismo, las hojas jóvenes son más vulnerables al daño causado por la herbivoría y necesitan mayor inversión en defensas físicas y químicas o de estrategias tales como la rápida expansión de las hojas, la despigmentación de sus hojas (que implica una menor inversión en nutrientes mientras aún continúan siendo suaves) (Coley & Barone 1996; Queenborough *et al.* 2013) y la presencia de minerales tóxicos como los sicofitolitos (Coley & Barone 1996). En los ecosistemas tropicales, las características físicas de las hojas como la dureza y el grosor, suelen ser más eficientes contra la herbivoría que las defensas químicas (Carmona, Lajeunesse & Johnson 2011; Cárdenas *et al.* 2014). Tales rasgos físicos de

las hojas actúan como una barrera física que confiere resistencia para evitar la acción de los herbívoros (Wright & Vincent 1996; Peteers, Sanson & Read 2007; Alba *et al.* 2014; Cárdenas *et al.* 2014).

El grosor de la hoja es un rasgo físico utilizado comúnmente, debido a que hojas más gruesas son usualmente más resistentes a los daños en comparación a hojas delgadas (Wright & Cannon 2001; Onoda *et al.* 2011). Otras características físicas comunes en las hojas, están relacionadas con la dureza de la hoja y su resistencia a la fractura (Cornelissen *et al.* 2003; Onoda *et al.* 2011; Cárdenas *et al.* 2014). Dentro de estas características, la resistencia física de la hoja al rasgado, perforado y corte imitan la acción biomecánica de las piezas bucales de diferentes herbívoros, como una simulación de la amplia gama de métodos de alimentación que los herbívoros emplean (Wright & Vincent 1996; Peteers, Sanson & Read 2007).

Con el fin de comprender cómo las especies agregadas desafían los supuestos de la NDD, este estudio analiza (1) si las especies que habitan en agregación espacial muestran mejor resistencia de la hoja al daño físico en comparación con las especies que no viven en agregación; (2) si la resistencia física de la hojas en los juveniles es mayor que la de los adultos; y (3) si existe una compensación (*trade-off*) entre el crecimiento de la planta y las defensas de las hojas. Las hipótesis planteadas en este estudio son: (1) las especies agregadas tienen mayores niveles de defensas físicas, (2) los juveniles presentan mayores niveles de defensas que los adultos, en especial en el grupo de las plantas que habitan en agregación y (3) las plantas que presentan mayores niveles de defensas físicas en sus hojas, tienen menor crecimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Nacional Yasuní (PNY) y el territorio adyacente indígena Waorani cubren 1,6 millones de hectáreas; forman la mayor área protegida en la Amazonía del Ecuador (~17,7 % del territorio Ecuatoriano; Valencia *et al.* 2004a; Apéndice S1a), y es uno de los bosques tropicales más diversos del mundo (Bass *et al.* 2010). El PNY es un bosque húmedo de tierras bajas siempre verde que está entre los 200 y 300 m sobre el nivel del mar. Sus árboles alcanzan los 15 – 30 m con algunos árboles emergentes que pueden llegar a medir hasta los 50 m (Valencia *et al.* 2004b). La precipitación y la temperatura no son estacionales; su precipitación anual media es de 2826 mm (ninguno de los 12 meses promedian < 100 mm) y su temperatura media mensual está entre los 22 y 32 °C (min: 16,9; máx: 38,9°C) (ver Valencia *et al.* 2004a para más detalles; datos obtenidos de la estación meteorológica YRS, <http://www.yasuni.ec>).

La parcela de estudio está localizada en la cercanía de la Estación Científica Yasuní de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (ECY-PUCE; 76°24'1.8''O; 00°40'16.7''S) (ver Apéndice S1b). La parcela de 50 ha “Dinámica del Bosque Yasuní” (PDBY) fue creada en 1995 (500 x 1000 m; 76°23'72''O; 00°41'14''S, que corresponde a la esquina SO de la parcela; véase en [http://www.puce.edu.ec/portal/content/Dinámica del Bosque Yasuní](http://www.puce.edu.ec/portal/content/Dinámica%20del%20Bosque%20Yasun%C3%AD) y Apéndice S1b) y establecida como parte de una red global de parcelas de dinámica de bosques permanentes en colaboración con el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales y la Universidad Aarhus en Dinamarca. Este tipo de parcelas ofrecen una oportunidad única para analizar las potenciales estrategias de supervivencia de las comunidades de plantas. El objetivo principal de ese proyecto es describir la demografía

de miles de especies de plantas a largo plazo, y explicar su diversidad y dinámica mediante teorías ecológicas (Valencia *et al.* 2004b). Para lograr este objetivo, todos los tallos de árboles ≥ 1 cm de dap (diámetro a la altura del pecho; $\sim 1,3$ m del nivel del suelo) se han señalado, mapeado e identificado a nivel de especie (la metodología del censo se describe en detalle en Condit (1998) y en Valencia *et al.* (2004b)). La parcela está situada aproximadamente a 230 m sobre el nivel del mar; la cual contiene tres grandes pendientes y valles intermedios que abarcan pequeños arroyos y un pequeño pantano (Apéndice S1c). Hay 33,5 m de diferencia entre los puntos con mayor altitud dentro de la parcela, presentando una inclinación promedio del 13% (Valencia *et al.* 2004a; ver Apéndice S1c).

Especies seleccionadas

Se calculó el grado de agregación espacial de los individuos en la PDBY usando escalas de varianza (*scalewise variance*) y ecuaciones de momento, es decir, la varianza de la distribución como una función de la escala espacial, calculada mediante la función de Kernel de ondas pequeñas (*wavelets*) desarrollada por Detto & Muller-Landau (2013).

Este método determina la probabilidad de distribución de las varianzas a escalas independientes, incluyendo la completa aleatoriedad espacial y proveyendo una prueba analítica del modelo nulo de la misma, con el fin de establecer a qué escala, la distribución se aparta significativamente de la aleatoriedad. De este modo se deriva la función de verosimilitud, la cual se necesita para estimar los parámetros de los modelos espaciales y las “incertidumbres” de los patrones observados (Detto & Muller-Landau 2013). Mediante esta técnica y usando los datos del censo de la parcela referentes a los años 2002 y 2007 (Valencia *et al.* 2004a; datos no publicados), se seleccionaron 12 especies de plantas comunes (aquellas especies que poseen más de 1000 individuos en

las 50 ha de la parcela), y se determinaron seis especies agregadas: *Acalypha cuneata*, *Acidoton nicaraguensis*, *Macrolobium* ‘yasuni’, *Matisia oblongifolia*, *Rinorea apiculata*, *Rinorea viridifolia*, y seis especies no-agregadas: *Eschweilera coriacea*, *Eugenia* ‘minicomun’, *Matisia malacocalyx*, *Neea* ‘comun’, *Pourouma bicolor*, *Sorocea steinbachii*.

Muestreo para las mediciones de los rasgos físicos de las hojas

Se obtuvo un mapa de interpolación espacial de la densidad usando el análisis de Kernel Density 2D para identificar los sitios de mayor densidad de individuos entre las 12 especies de plantas dentro de la parcela de 50 ha. Se eligieron cinco sitios, incluyendo a juveniles y adultos para cada una de las especies a estudiar (60 sitios en total).

En el campo, las hojas para los análisis físicos fueron colectadas de aquellos individuos que no mostraron un impacto evidente por parte de los herbívoros o patógenos (ej. árboles claramente enfermos) y que a su vez mostraron una cantidad considerable de material vegetal. Solo se colectaron aquellas hojas jóvenes que presentaron una coloración verde brillante, en relación a las hojas más maduras o senescentes.

Aunque la mayoría de los eventos de herbivoría tienen lugar cuando las hojas no se han expandido totalmente, las hojas de este estudio no fueron lejanas de la “edad cero” (momento en el cual las hojas se han expandido y alcanzado su tamaño completo) (Kursar & Coley 2003). En este grado de madurez, las hojas son aún apetecibles para los herbívoros debido a que tienen menos defensas químicas como taninos condensados, compuestos fenólicos y metabolitos primarios (Kursar & Coley 2003; Coley & Kursar 2014).

Para el muestreo de los individuos, en cada sitio se seleccionaron dos árboles adultos y dos árboles juveniles. De cada especie se colectaron de 4 a 10 hojas jóvenes y verdes completamente expandidas para el análisis de resistencia al daño (excepto para *Eugenia* ‘minicomun’, de la que se extrajeron hasta 20 hojas debido a su tamaño pequeño).

Mediciones para análisis de las características físicas de las hojas

Se seleccionaron una serie de rasgos vegetativos funcionales (rasgos físicos), tales como el grosor de la hoja y la resistencia de la hoja al rasgado, perforado y corte, las cuales han mostrado relacionarse negativamente con los niveles de herbivoría (Cornelissen *et al.* 2003; Carmona, Lajeunesse & Johnson 2011; Cárdenas *et al.* 2014).

Antes de realizar los análisis de los rasgos físicos de las hojas, el material foliar fue constantemente hidratado para mantener los niveles naturales de turgencia de las células en las hojas (Cornelissen *et al.* 2003). Todos los análisis se realizaron siguiendo la metodología realizada por Cárdenas *et al.* (2014).

El grosor de la lámina de la hoja fue medido usando un micrómetro de precisión 0 – 25 mm (0,005 mm de precisión, Amico Corporation, Ontario, Canadá), evitando las venas primarias y secundarias. Para medir la resistencia de la hoja se utilizó un sensor de fuerzas (Dual Range Force Sensor, Vernier Software & Technology, 2010, Beaverton, Oregon, EE.UU.) fijado a un instrumento de acero hecho a mano que permitió la realización de movimientos estándar de corte, perforado y rasgado, de las cuales se obtuvieron valores en Newtons (N) a 0,01 N de precisión. En el caso de que la hoja haya exhibido una resistencia > 10 N, la fuerza se midió a 0,05 N de precisión.

Para la prueba de rasgado, se cortó un trozo de la hoja desde la parte central, paralela al eje principal y evitando la nervadura principal. Posteriormente, se midió la longitud del trozo cortado (en mm) utilizando un calibrador digital (Fowler Tools of Canada, Ontario, Canadá). Este valor junto con el calculado por el sensor sirvió para conocer la fuerza máxima necesaria para rasgar el trozo de hoja, la cual se interpretó como la fuerza máxima por unidad de fractura ($N_{max} \times mm^{-1}$; Onoda *et al.* 2011). El trozo cortado se fijó entre dos placas bajo presión, dejando un lado fijo y el otro móvil para poder rasgar la hoja. El sensor de fuerza estuvo unido a un brazo que lleva a cabo un movimiento horizontal de 90°. Un tope de caucho atornillado directamente al sensor fue el que empujó la placa móvil hasta realizar el rasgado de la hoja.

Para la prueba de perforación, se atornilló el sensor de fuerza a un remache de aluminio de punta plana de 1,68 mm de diámetro (área: 2,2 mm²) para perforar perpendicularmente la hoja, evitando las venas primarias y secundarias. Esta prueba midió la fuerza máxima para perforar por unidad de fractura ($N_{max} \times mm^{-2}$; Onoda *et al.* 2011).

Para la prueba de corte, se procedió a usar una cuchilla de afeitar (Procter & Gamble Co., Rio de Janeiro, Brasil), la cual fue colocada en medio de una pinza de acero a presión, la misma que se enroscó posteriormente en el sensor de fuerza. Con un movimiento perpendicular al eje principal de la hoja se realizaron los cortes: el primero a ¼ de la parte inferior, y el segundo a ¾ del extremo superior de la hoja, evitando la nervadura principal. Para evitar errores de muestreo al momento de realizar la prueba (desgaste de la cuchilla), la hoja de afeitar fue reemplazada por una nueva cada 30 cortes realizados. Las mediciones se registraron como la fuerza por unidad de tiempo ($s \times N$; el área bajo la curva) y se normalizó como la fuerza para cortar por unidad de fractura ($s \times N \text{ mm}^{-1}$; Onoda *et al.* 2011).

Mediciones para la obtención de las tasas de crecimiento relativas

Se registró el diámetro del tallo a la altura del pecho (dap) de cada individuo a aproximadamente a 1,3 m por encima del suelo. Esto se midió bajo dos criterios: para los árboles con el diámetro del tallo ≤ 30 mm se usó un calibrador digital (Fowler Tools of Canada, Ontario, Canadá) para obtener mejor precisión en la toma de medidas de árboles con tallos delgados, mientras que para los árboles cuyo diámetro fue > 30 mm se utilizó una cinta diamétrica (Forestry suppliers, Inc. Metric Fabric Diameter Tape Model 283D/5M, Mississippi, USA). Los promedios de los dap medidos de cada una de las especies de plantas tanto para juveniles como adultos están detallados en la Tabla S2.

Los datos colectados junto con los datos obtenidos de la parcela de 50 ha YFDP durante los tres anteriores censos realizados en los períodos: 1995-2000, 2002-2006, 2007-2008 (R. Valencia, datos no publicados) fueron usados para calcular las tasas de crecimiento relativo de las especies estudiadas mediante la ecuación 1 (Hoffmann & Poorter 2002):

$$\text{Tasa de crecimiento relativo} = \frac{(\ln W_2 - \ln W_1)}{(t_2 - t_1)} \quad [\text{Eqn. 1}]$$

donde W_1 es el diámetro del tallos en el tiempo uno (t_1) y W_2 es el diámetro del tallo en el tiempo dos (t_2). Los datos de tiempo fueron obtenidos mediante el cálculo del número de días exactos entre las fechas del primer y segundo censo y posteriormente transformadas a datos de tasa anual ($\text{mm} \times \text{año}^{-1}$). Se calculó la tasa de crecimiento relativo de los árboles muestreados debido a que esta ecuación toma en cuenta el tamaño de la población, la disponibilidad de luz, el tamaño y edad de los árboles como

factores limitantes involucrados en el crecimiento de las plantas (Boyden *et al.* 2009; Philipson *et al.* 2011).

Análisis estadísticos

Análisis de la resistencia de la hoja al daño físico a escala de la distancia entre conespecíficos circundantes

Se utilizó la correlación de Pearson para analizar la relación entre las variables físicas de las hojas y la varianza de las *wavelets* en función de la distancia entre conespecíficos a nivel de la parcela de 50 ha, y de todos los individuos de las 12 especies estudiadas. Para esto se infirieron los promedios de los datos medidos en nuestros sitios de muestreo para cada individuo conocido de la parcela, y para cada unidad de distancia entre individuos se obtuvieron los valores r de correlación. Este análisis se realizó usando el programa R (R Development Core Team, 2015).

Comparación de los rasgos físicos de las hojas entre las especies agregadas y no agregadas

Con el fin de evaluar si existen diferencias en la resistencia de las hojas entre las especies de plantas que viven en agregación frente a las especies de plantas que no viven en agregación, se realizaron pruebas no paramétricas de comparación de medianas usando el test de Kruskal-Wallis, debido que el test de normalidad de Shapiro-Wilk mostró que la mayor parte de nuestros datos no se ajustaron a una distribución normal. En el caso de las comparaciones de los rasgos físicos de las hojas entre juveniles y adultos de las especies agregadas y no agregadas, se utilizó una prueba de t . Todos los

análisis de los rasgos físicos de las hojas se realizaron en el software estadístico PAST v3.07.

Regresiones lineales y no lineales para evaluar las tendencias de rasgos físicos de las especies agregadas y no agregadas.

Todas las relaciones entre las características físicas de las hojas (grosor, rasgado, perforado y corte) y la agregación espacial, así como la relación con la tasa de crecimiento relativo fueron analizadas mediante modelos de regresiones simples (lineales y no lineales) usando el programa Table Curve® 2D v5.01 (Systat Software, Inc., Richmond, CA.).

RESULTADOS

Comparaciones de la resistencia física de las hojas de juveniles y adultos

Las pruebas de t no mostraron diferencias en los rasgos de resistencia física de las hojas entre juveniles y adultos, tanto para las especies agregadas como para las especies no agregadas. Tampoco se hallaron diferencias significativas en los rasgos de resistencia física de las hojas entre juveniles y adultos al juntar las especies agregadas y no agregadas (Tabla 1; $P > 0,05$ para todos los casos).

Comparaciones de la resistencia física de las hojas en función de la agregación espacial

El test de normalidad Shapiro-Wilk mostró, para las especies agregadas, que los valores de grosor ($W = 0,768$; $P < 0,05$) y de corte ($W = 0,778$; $P < 0,05$) no tuvieron una distribución normal, mientras que, los valores de rasgado ($W = 0,879$; $P = 0,084$) y perforado ($W = 0,956$; $P = 0,722$) sí. En el caso de las especies no agregadas, la mayoría de los rasgos físicos mostraron una distribución normal (todas las $W > 0,670$; $P > 0,05$), excepto para la prueba de rasgado ($W = 0,671$; $P < 0,05$).

No se encontraron diferencias en la resistencia física de las hojas para las pruebas de grosor, rasgado y perforado entre los grupos de especies agregadas y no agregadas (Fig. S2a-c; $P > 0,08$), a excepción de la resistencia al corte (Fig. S2d; $P < 0,05$).

Por otro lado, los rasgos de resistencia física de las hojas no estuvieron relacionados con la agregación espacial de las especies. Si bien para las especies agregadas, los valores de los rasgos de resistencia física de las hojas como el grosor

(Fig. 1a), perforado (Fig. 1c) y corte (Fig. 1d), a excepción del rasgado (Fig. 1b) tendieron a incrementarse a mayor agregación de las especies, estas tendencias no fueron significativas (Fig. 1; $P > 0,05$ para todos los casos). Así mismo, para las especies no agregadas, los valores de grosor (Fig. 1a) y perforado (Fig. 1c), a excepción de las pruebas de rasgado (Fig. 1b) y corte (Fig. 1d), tendieron a ser mayores cuando hubo menos agregación espacial, pero igualmente, dichas tendencias no fueron significativas.

Tasa de crecimiento relativo vs. la agregación espacial de las especies y las características físicas

No se encontró relación entre la tasa de crecimiento y la agregación espacial de las especies (Fig. 2; $P > 0,05$ para todos los casos). Sin embargo, las especies no agregadas tendieron a crecer menos cuando aumentó su nivel de agregación. Por el contrario, las especies agregadas tienden a crecer más cuando aumentan su nivel de agregación.

Los valores de resistencia física de las hojas y el crecimiento de las plantas no mostraron estar relacionados en ninguno de los análisis, excepto en el caso de las especies no agregadas. En las especies no agregadas, se encontró una relación positiva y significativa entre el grosor de la hoja y el crecimiento de las plantas (Fig. 3a; $P = 0,003$). No obstante, el valor de crecimiento relativo correspondiente a *Porouma bicolor* fue un dato atípico (*outlier*), y tuvo una gran influencia en este resultado. Cuando se excluyó a esta especie (no agregada) del modelo de regresión para el rasgo de grosor (Fig. 1a), se encontró que la tendencia no fue significativa ($R^2 = 0,119$; $F = 0,404$; $P = 0,57$; datos no publicados). Para los análisis de perforado y corte, los valores de crecimiento relativo de *Pourouma bicolor* fueron también excluidos de los modelos de

regresión, puesto que este valor sesgaba significativamente las regresiones, cambiando completamente el sentido de la tendencia.

Por otro lado, para el grupo de las especies agregadas, las pruebas de rasgado (Fig. 3b; $P = 0,108$) y corte (Fig. 3d; $P = 0,370$), así como para el grupo de las especies no agregadas, las pruebas de perforado (Fig. 3c; $P = 0,324$) y corte (Fig. 3d; $P = 0,253$) presentaron mayores valores de resistencia física de la hoja cuando hay menor crecimiento. Sin embargo estos resultados no fueron significativos.

Defensas físicas de las hojas a nivel global del área de estudio

A nivel de toda la parcela de 50 ha, independientemente de si las especies viven en agregación o no, encontramos que los rasgos de resistencia de las hojas se correlacionaron positivamente a menor distancia entre los vecinos conespecíficos de sus alrededores, mientras que el rasgo del grosor de las hojas mostró correlacionarse negativamente a mayor densidad de conespecíficos (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Resistencia física de las hojas: juveniles vs. adultos

Nuestros resultados rechazan la hipótesis que las hojas de los juveniles tengan mayor resistencia física que las hojas de los adultos. Esto fue demostrado tanto en las especies agregadas como en las no agregadas. Una posible explicación para este hecho ha sido evidenciado en un estudio realizado por Cárdenas *et al.* (2014), en el cual se analizaron los rasgos físicos (grosor, resistencia al rasgado, perforado y corte) y químicos (C, N, lignina, celulosa, ceniza y taninos condensados) de las hojas de ciertas especies de plantas y su relación con el daño causado por la herbivoría. En esa investigación se encontró que especies como *Rinorea* y *A. nicaraguensis* (especies agregadas) poseen altos valores de defensas químicas, y a su vez bajos valores de defensas físicas (Cárdenas *et al.* 2014). Además, en las especies agregadas como la de *Rinorea*, la eficiencia en el uso de nutrientes del suelo parecería estar relacionada con la especialización de la fauna edáfica para fragmentar y degradar hojarasca (Muñoz 2016). Esto estaría influenciando posiblemente en la baja inversión de defensas físicas, y por lo tanto las hojas tanto de juveniles como de adultos no mostrarían diferencias en cuanto a su resistencia física. Sin embargo, se sugiere que probablemente las hojas de juveniles y adultos sí podrían mostrar diferencias en cuanto a sus características químicas.

Por otro lado, para todas las seis especies de plantas no agregadas, Cárdenas *et al.* (2014) indicaron que no existe un patrón específico de defensa que sea determinado ya sea por los rasgos físicos o por los rasgos químicos de las plantas. Por ejemplo, especies como *Pourouma bicolor* tienen bajas defensas químicas y físicas, *Neea* ‘comun’ presenta altas defensas químicas y físicas, *Eugenia* ‘minicomun’ exhibe altas defensas físicas pero bajas defensas químicas, y en cuanto al resto de especies como

Sorocea steinbachii, *Matisia malacocalyx* y *Eschweilera coriacea* poseen niveles intermedios de defensas. De tal manera, en estas especies no agregadas, la resistencia a la herbivoría tanto para los juveniles y adultos no estaría sujeta en gran manera a la variación en las defensas físicas de las hojas, sino a estrategias más representativas como su rápido crecimiento (Boyden *et al.* 2009; Pérez *et al.* 2014).

En cuanto a los rasgos de resistencia física de las hojas en juveniles y adultos, se debería considerar el hecho de que probablemente las hojas de los juveniles muestreados pudieron haber llegado a un estado en que sus hojas hayan sido similares a las hojas de los adultos en relación a su resistencia física y grosor, evitando de esta manera que se pueda detectar alguna diferencia entre ellas (Ishida, Yazaki & Hoe 2005).

Resistencia física en función de la agregación espacial de las especies

Se esperaba encontrar alguna relación entre las defensas físicas de las hojas y la agregación espacial de las especies, pero nuestros resultados no fueron consistentes con tal hecho. Según Kraft *et al.* (2015) la amplia variación de las defensas de las hojas no está relacionada con el nivel de la agregación y por el contrario, podría estar influenciada por la plasticidad fenotípica en respuesta inmediata a la herbivoría como individuo y no necesariamente como una característica propia de la especie, o el tipo de agregación *per se*.

Por otro lado, en cuanto a los análisis comparativos de los rasgos de defensa física de las hojas entre especies agregadas y no agregadas, no se encontraron diferencias para los rasgos de grosor, rasgado y perforado. No obstante, la prueba de corte evidenció que el grupo de las especies agregadas presentan menores valores de resistencia, mientras que el grupo de las especies no agregadas evidencian mayores

valores de resistencias. Estos resultados son contrarios a nuestra primera hipótesis puesto que esperábamos que las especies agregadas sean más resistentes que las no agregadas.

En un estudio previo, realizado por Muñoz (2016), se encontraron diferencias significativas en la composición de la fauna edáfica-detritívora en el suelo donde habitan especies agregadas como *Rinorea*. Esto podría estar sugiriendo una posible especialización de los detritívoros para fragmentar hojarasca de esas especies en particular, y en su defecto estar ayudando en la optimización de la disponibilidad de recursos del suelo para las plantas. Además, se conoce ahora que ciertas especies que habitan en agregación en la Reserva Forestal Fortuna en Panamá, presentan simbiosis con ectomicorrizas que estarían influenciando de manera significativa en la eficiente explotación de recursos nitrogenados del suelo. Esta disponibilidad de nutrientes para las especies agregadas sería beneficioso para ellas mismas, pero perjudiciales para otras especies, visto que los nutrientes del suelo serían escasos para especies fuera de estos parches de agregación (Corrales *et al.* 2016). Por lo tanto, es posible que tal potencial en el aprovechamiento de recursos nutritivos del suelo por parte de la fragmentación de la hojarasca por detritívoros especializados o por la simbiosis de ectomicorrizas, permitan a las plantas que viven en agregación ser tolerantes a la herbivoría, presentando así una menor inversión en defensas físicas, como por ejemplo, en la resistencia de la hoja al daño físico causado por herbívoros invertebrados.

Resta por conocer si las especies que viven en agregación espacial han optado por invertir de manera importante en defensas químicas más que en las físicas, ya que las especies agregadas tienden a exhibir mayores defensas químicas, acompañadas con bajos valores de defensas físicas (Cárdenas *et al.* 2014).

Tasas de crecimiento relativo y la compensación (trade-off) entre defensa–crecimiento relativo de las plantas

No se hallaron evidencias que la agregación de las especies influye en el crecimiento de la plantas. Esto podría deberse a que la interacción de varios factores tales como los nutrientes del suelo, la disponibilidad de luz (Cárdenas *et al.* 2014) e inclusive las interacciones planta–herbívoro (Boege & Dirzo 2004; Schuldt *et al.* 2015), sean predominantes en la respuesta del crecimiento de las plantas (Corrales *et al.* 2016) que el nivel de agregación.

Tampoco se encontró que las defensas físicas de las hojas estén relacionadas con el crecimiento relativo de las plantas. En este contexto, el dilema de “crecer o defenderse” planteado por Herms & Mattson (1992), hace referencia a que una óptima inversión de la planta en las defensas tanto en las propiedades químicas como físicas, repercutiría en la disminución de la tasa de crecimiento. Sin embargo, en nuestros resultados solo se tomaron en cuenta los rasgos de defensa física, más no los químicos, los cuales en varias investigaciones evidencian que efectivamente hay una descompensación en el crecimiento de la planta a causa de una mayor inversión de defensas químicas (Boege & Dirzo 2004; Fine *et al.* 2006; Seiwa 2007).

Las especies no agregadas mostraron una relación positiva entre el rasgo del grosor de la hoja y el crecimiento de la planta. Se sabe que el grosor de las hojas está relacionado con su calidad nutricional de la hoja (Niinemets 1999) y la fijación de CO₂ (Schulze *et al.* 1994), por lo que implicaría que hojas más gruesas tengan una mejor capacidad fotosintética, explicando así las mayores tasas de crecimiento en este tipo de plantas que no viven en agregación.

Resistencia de la hoja como función de la distancia espacial de los conespecíficos

Tanto en plantas agregadas como no agregadas, los conespecíficos de las especies estudiadas, muestran mayor resistencia de rasgado, perforado y corte, cuando se encuentran más cercanos entre sí. Este hecho sugiere que las interacciones entre vecinos conespecíficos cercanos favorecen a la selección de ciertos rasgos funcionales de las plantas, confiriendo así una ‘ventaja competitiva’ asociada con las defensas de la planta y en particular con el incremento en la resistencia física de las hojas (Kunstler *et al.* 2015). De esta manera, las plantas podrían resistir el potencial ataque de los herbívoros y la transmisión de patógenos entre sus vecinos (Wiegand, Gunatilleke & Okuda 2007; Kunstler *et al.* 2015), y contrarrestar los efectos de la NDD.

Respecto al rasgo de grosor de la hoja, nuestros resultados mostraron un incremento en el grosor de la hoja a mayor distancia entre conespecíficos. Se conoce de antemano que una de las defensas conocidas contra los herbívoros es la disminución de su palatabilidad y calidad nutricional (Schulze *et al.* 1994; Coley & Barone 1996; Coley & Kursar 2014). Esta última característica de defensa, desde el punto de vista biológico de la planta, está relacionada con la cantidad de nitrógeno (Witkowski & Lamont 1991), capacidad fotosintética y conductancia estomática (Schulze *et al.* 1994). En tal caso, las hojas más delgadas (de las especies con valores de menor densidad poblacional) encontradas en este estudio podrían reflejar esta estrategia de reducción de nutrientes en su material foliar, permitiéndoles escapar de los herbívoros y otros patógenos provenientes de los árboles vecinos. Por otro lado, hojas más gruesas (posiblemente hojas más nutritivas) serían menos propensas a ser atacadas por sus enemigos naturales; puesto que sus individuos se encuentran a mayores distancias, y de esa forma la planta tendría la facilidad de invertir en hojas más nutritivas. Por lo tanto, nuestros resultados estarían apoyando otros estudios que sugieren que el grosor de la hoja no debe ser

considerado como un rasgo de resistencia funcional al daño (Wright & Cannon 2001; Boyden *et al.* 2009; Kitajima & Poorter 2010), sino como un reflejo de la calidad nutricional de la hoja.

CONCLUSIÓN

Ninguno de nuestros resultados fue consistente con las hipótesis planteadas. No se encontraron pruebas de que la agregación espacial de las especies ejerza una presión sobre las defensas físicas de las hojas. Tampoco estos rasgos de defensa física mostraron ser diferentes entre juveniles y adultos. Sin embargo, se evidenció que las defensas físicas, relacionadas con la resistencia física de las hojas (a excepción del grosor) están correlacionadas positivamente con la densidad conespecífica circundante. Posiblemente la optimización de los recursos del suelo, ya sea mediante la degradación de hojarasca por detritívoros especializados o alguna simbiosis con micorrizas, estén influyendo en el ensamblaje y mantenimiento de especies que viven espacialmente agregadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al equipo de la Estación Científica Yasuní por su contribución a este proyecto. Agradecemos también a Renato Valencia, por su constante apoyo, sugerencias para el análisis de datos y proporcionar información necesaria de la parcela de 50 ha PDBY. A Ma. Eugenia Ordoñez por sus revisiones y sugerencias para la redacción de esta investigación. Un profundo agradecimiento a Pablo Alvia y Anelio Loor por la ayuda durante la recolección de las hojas y la experiencia indispensable en la taxonomía de las plantas en el campo. Este proyecto no habría sido tan gratificante y posible de hacerlo sin su indispensable ayuda y asesoramiento. Estamos muy agradecidos a la Facultad de Ciencias Biológicas de la PUCE (proyecto L13251), Proyecto SENESCYT-Prometeo (contrato 20140548BP) quienes apoyaron con la financiación necesaria para completar este estudio.

INFORMACIÓN ADICIONAL (DATA ACCESSIBILITY)

Información adicional puede ser encontrada en la versión online de este artículo:

Apéndice S1. Área de estudio.

Apéndice S2. – Comparaciones de los rasgos de resistencia física entre las especies agregadas y no agregadas.

Figura. S1. Ubicación del área de estudio - Parcela Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY).

Figura S2. Comparación de los rasgos de resistencia física de las hojas entre los grupos de las especies agregadas y no agregadas.

Tabla S1. Lista de las especies de plantas y su posición taxonómica.

Tabla S2. Promedios de los diámetros a la altura del pecho (dap) de los árboles muestreados.

REFERENCIAS

- Alba, C., Bowers, M. D., Blumenthal, D., & Hufbauer, R. A. (2014) Chemical and mechanical defenses vary among maternal lines and leaf ages in *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae) and reduce palatability to a generalist insect. *PloS One*, **9**, e104889.
- Bachelot, B. & Kobe, R. K. (2013) Rare species advantage? Richness of damage types due to natural enemies increases with species abundance in a wet tropical forest. *Journal of Ecology*, **101**, 846–856.
- Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R. E., Lewis, O. T., Gripenberg, S., Narayan, L. & Freckleton, R. P. (2010) Testing the Janzen-Connell mechanism: Pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters*, **13**, 1262–1269.
- Bass, M.S., Finer, M., Jenkins, C.N., Kreft, H., Cisneros-Heredia, D.F., McCracken, S.F. et al. (2010) Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *PLoS One*, **5**, e8767.
- Begon, M., Townsend, C. & Harper, J. (2006) Ecology. Publishing by Blackwell, Fourth Edición, Liverpool, United Kingdom.
- Boege, K., & Dirzo, R. (2004) Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*, **175**, 59–69.
- Boege, K. & Marquis, R. J. (2005) Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 441–448.
- Boyden, S. B., Reich, P. B., Puettmann, K. J. & Baker, T. R. (2009) Effects of density and ontogeny on size and growth ranks of three competing tree species. *Journal of Ecology*, **97**, 277–288.

- Cárdenas, R. E., Valencia, R., Kraft, N. J. B., Argoti, A. & Dangles, O. (2014) Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rain forest tree community. *Journal of Ecology*, **102**, 939–952.
- Carmona, D., Lajeunesse, M. J. & Johnson, M. T. (2011) Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology*, **25**, 358–367.
- Coley, P. D. & Barone, J. (1996) Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 305–335.
- Coley, P. D. & Kursar, T. (2014) On Tropical Forests and Their Pests. *Science*, **343**, 35–36.
- Condit, R. (1998) Tropical Forest Census Plots. *Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- Connell, J. H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees In: Den Boer, P. J. and Gradwell, G. (eds), pp. 298–312, Dynamics of populations. PUDOC.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Corrales, A., Mangan, S. A., Turner, B. L., & Dalling, J. W. (2016) An ectomycorrhizal nitrogen economy facilitates monodominance in a neotropical forest. *Ecology Letters*, **19**, 383–392.
- Detto, M., & Muller-Landau, H. C. (2013) Fitting Ecological Process Models to Spatial Patterns Using Scalewise Variances and Moment Equations. *The American Naturalist*, **181**, E68–E82.

- Fine, P. V. a, Miller, Z. J., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H. M., Stevens, M. H. H. & Coley, P. D. (2006) The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, **87**, 150–162.
- Gonzales, M. A., Roger, A., Courtois, E. A., Jabot, F., Norden, N., Paine, C. E. T. & Chave, J. (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, **98**, 137–146.
- Harms, D. & Mattson, W. (1992) The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *Jstor*, **67**, 283–335.
- Hoffmann, W. A. & Poorter, H. (2002) Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate. *Annals of Botany*, **90**, 37–42.
- Houter, N. C. & Pons, T. L. (2014) Gap effects on leaf traits of tropical rainforest trees differing in juvenile light requirement. *Oecologia*, **175**, 37–50.
- Ishida, A., Yazaki, K. & Hoe, A. L. (2005) Ontogenetic transition of leaf physiology and anatomy from seedlings to mature trees of a rain forest pioneer tree, *Macaranga gigantea*. *Tree Physiology*, **25**, 513–522.
- Janzen, D. H. (1970) Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Johnson, D., Beaulieu, W., Bever, J. & Clay, K. (2012) Conspecific Negative Density Dependence and Forest Diversity. *Science*, **336**, 904–907.
- Kitajima, K. & Poorter, L. (2010) Tissue-level leaf toughness , but not lamina thickness , predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytologist*, **186**, 708–721.
- Kraft, T., Wright, J., Turner, I., Lucas, P., Oufiero, C., Noor, N., Sun, I., & Dominy, N. (2015)

- Seed size and the evolution of leaf defenses. *Journal of Ecology*, **103**, 1057 - 1068.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., ... & Aiba, M. (2015) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, **529**, 204-207.
- Kursar, T. & Coley, P. D. (2003) Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology*, **31**, 929–949.
- Muñoz, D. (2016) Diversity of soil invertebrates associated to six spatially aggregated plant species in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador. Tesis de Maestría, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Niinemets, Ü. (1999) Research review Components of leaf dry mass per area thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, **144**, 35–47.
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P. B., Choong, A. M. F., Clissold, F. J., Cornelissen, J. H. C. & Yamashita, N. (2011) Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, **14**, 301–312.
- Pérez, A.J., Hernández, C., Romero-Saltos, H. & Valencia, R. (2014) Árboles emblemáticos de Yasuní Ecuador 337 especies. Publishing by QCA Herbarium. School of Biological Science, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Peeters, P. J., Sanson, G. & Read, J. (2007) Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds. *Functional Ecology*, **21**, 246–255.
- Peters, H. A. (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, **6**, 757–765.

- Philipson, C. D., Saner, P., Marthews, T., Nilus, R., Reynolds, G., Turnbull, L. & Hector, A. (2011) Light-based Regeneration Niches: Evidence from 21 Dipterocarp Species using Size-specific RGRs. *Biotropica*, **44**, 627–636.
- Queenborough, S. A., Metz, M. R., Valencia, R., & Wright, S. J. (2013) Demographic consequences of chromatic leaf defence in tropical tree communities: Do red young leaves increase growth and survival? *Annals of Botany*, **112**, 677–684.
- Romoleroux, K., Foster, R. B., Valencia, R., Condit, R. G., Balslev, H. & Losos, E. C. (1997) Especies leñosas (dap 1cm) encontradas en dos hectáreas de un bosque de la Amazonía ecuatoriana. Pp. 189-215 in Valencia, R & Balslev, H (eds.). *Estudios Sobre Diversidad y Ecología de Plantas*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Salazar, D., & Marquis, R. J. (2012) Herbivore pressure increases toward the equator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 12616–12620.
- Seiwa, K. (2007) Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broadleaved trees in a temperate forest. *Annals of Botany*, **99**, 537–544.
- Schuldt, A., Bruelheide, H., Härdtle, W., Assmann, T., Li, Y., Ma, K., ... Zhang, J. (2015) Early positive effects of tree species richness on herbivory in a large-scale forest biodiversity experiment influence tree growth. *Journal of Ecology*, **103**, 563–571.
- Schulze, A. E., Kelliher, F. M., Korner, C., Lloyd, J., Leuning, R., & Kelliher, F. M. (1994) Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance , carbon assimilation rate , and plant nitrogen nutrition : a global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 629–660.
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R.G., Svenning, J.C., Hernandez, C., Romoleroux, K., Losos, E.C., Magard, E. & Balslev, H. (2004a) Tree species distributions and local

- habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, **92**, 214–229.
- Valencia, R., Condit, R.G., Foster, R.B., Romoleroux, K., Villa Munoz, G., Svenning, J.C., Magard, E., Bass, M., Losos, E.C. & Balslev, H. (2004b) Yasuní Forest Dynamics Plot, Ecuador. Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Network (eds E.C. Losos, J. Leigh & E. Giles), pp. 609–628. University of Chicago Press, Chicago.
- Wiegand, T., Gunatilleke, S. & Okuda, T. (2007) Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, **88**, 3088–3102.
- Witkowski, E. T. F. & Lamont, B. B. (1991) Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, **88**, 486–493.
- Wright, I. J. & Cannon, K. (2001) Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, **15**, 351–359.
- Wright, J. S. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- Wright, W. & Vincent, J. (1996) Herbivory and the mechanics of fracture in plants. *Biology Reviews*, **71**, 401–413.

FIGURAS

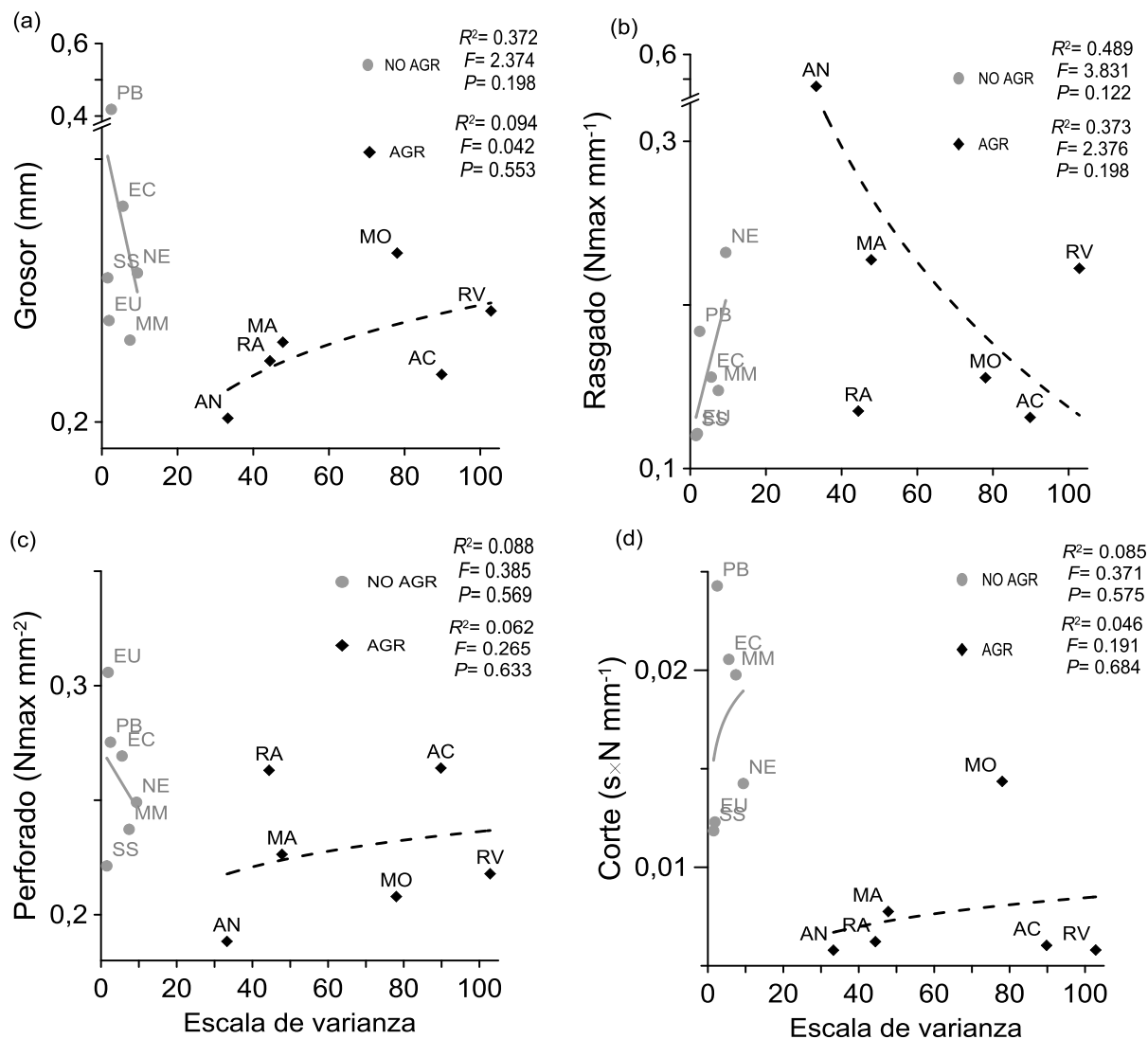


Figura 1. Relación entre los rasgos de defensa física de las hojas y la agregación espacial. Las líneas solidas y entrecortadas representan la tendecia entre las relaciones. Agr = agregada; No agr = no agregada. R^2 , F y P son valores estadísticos del ANOVA de cada una de las ecuaciones ajustadas. (a) $y_{no\ agr} = 0,202 \wedge (-0,078x)$, $y_{agr} = 0,225 + 0,769x$; (b) $y_{no\ agr} = 0,249 + 0,053 \ln x$, $y_{agr} = 1,194 \wedge (0,010x)$, (c) $y_{no\ agr} = 0,311 - 3,101x$, $y_{agr} = 0,588 + 0,089 \ln x$, y (d) $y_{no\ agr} = 0,024 - 0,442x$, $y_{agr} = 0,014 - 0,325x$. Los códigos de las especies están detallados en la Tabla S1.

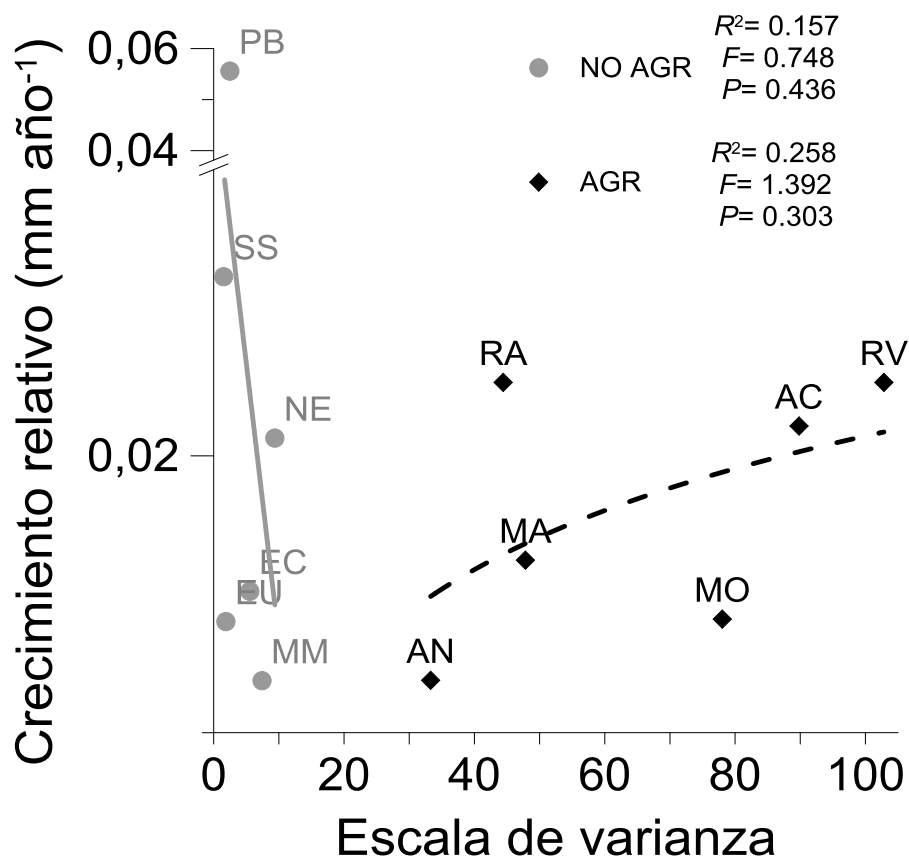


Figura 2. Tasas de crecimiento relativo en función de la agregación espacial. Las líneas solidas y entrecortadas representan la tendencia de la regresión de cada grupo de especies. Agr = agregada; No agr = no agregada. R^2 , F y P son valores estadísticos del ANOVA de las especies agregadas y no agregadas, la ecuación se ajusta para las especies no agregadas en: $y_{\text{no agr}} = 0,035 \wedge (11,201x)$ y para las especies agregadas en: $y_{\text{agr}} = 0,013 \wedge (-213,945x)$. Los códigos de las especies están detallados en la Tabla S1.

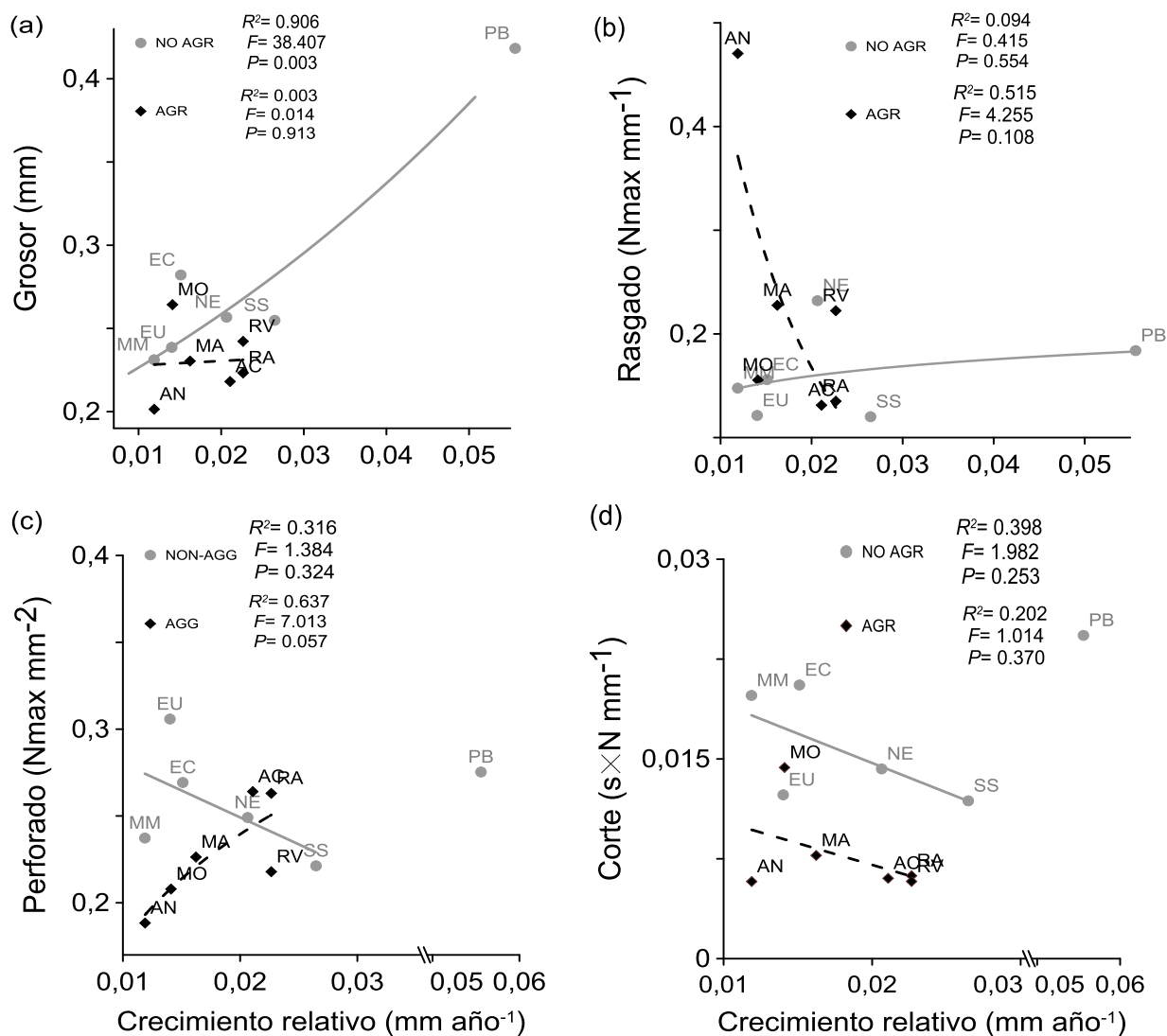


Figura 3. Rasgos de defensa física de las hojas en función de la tasa de crecimiento relativo de las doce especies de plantas estudiadas. Las líneas sólidas y entrecortadas representan la tendencia del grupo de agregación de las especies. R^2 , F y P son valores estadísticos del ANOVA de cada ecuación ajustada. Agr = agregada; No agr = no agregada: (a) $y_{\text{no agr}} = 0,202 \wedge (-0,078x)$, $y_{\text{agr}} = 0,225 + 0,769x$; (b) $y_{\text{no agr}} = 0,249 + 0,053 \ln x$, $y_{\text{agr}} = 1,194 \wedge (0,010x)$, (c) $y_{\text{no agr}} = 0,311 - 3,101x$, $y_{\text{agr}} = 0,588 + 0,089 \ln x$, and (d) $y_{\text{non agr}} = 0,024 - 0,442x$, $y_{\text{agr}} = 0,014 - 0,325x$. Para las pruebas de perforado y corte, la especie *Pourouma bicolor* fue excluida de las regresiones ajustadas. Los códigos de las especies están detallados en la Tabla S1

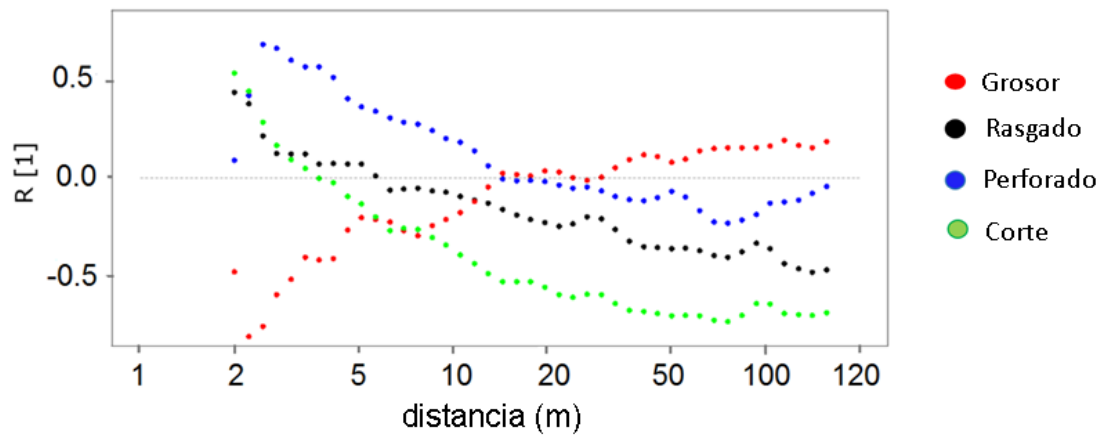


Figura 4. Correlación de los rasgos de defensa física de las hojas en función de la distancia entre sus conespecíficos (independientemente si las especies de plantas son agregadas o no agregadas).

TABLAS

Tabla 1. Comparación entre los rasgos físicos de las hojas entre juveniles y adultos

Resultados de la prueba de t comparando los rasgos de defensa física de las hojas entre juveniles y adultos de las especies agregadas y no agregadas. Agr= agregadas; No agr= no agregadas

Rasgo Físico	Tipo de Agregación	Etapas	N	\bar{X}	t	p
Grosor	Agregada	Juvenil	6	0,229	-0,182	0,859
		Adulto	6	0,231		
	No Agregada	Juvenil	6	0,238	-1,459	0,078
		Adulto	6	0,323		
	Agr. + Non Agr.	Juvenil	12	0,234	-1,377	0,182
		Adulto	12	0,277		
Rasgado	Agregada	Juvenil	6	0,243	0,514	0,618
		Adulto	6	0,204		
	No Agregada	Juvenil	6	0,155	-0,443	0,667
		Adulto	6	0,166		
	Agr. + Non Agr.	Juvenil	12	0,199	0,339	0,737
		Adulto	12	0,185		
Perforado	Agregada	Juvenil	6	0,215	-1,234	0,245
		Adulto	6	0,241		
	No Agregada	Juvenil	6	0,268	0,828	0,427
		Adulto	6	0,250		
	Agr. + Non Agr.	Juvenil	12	0,242	-0,227	0,822
		Adulto	12	0,246		
Corte	Agregada	Juvenil	6	0,008	0,083	0,935
		Adulto	6	0,008		
	No Agregada	Juvenil	6	0,017	-0,615	0,541
		Adulto	6	0,018		
	Agr. + Non Agr.	Juvenil	12	0,012	-0,399	0,693
		Adulto	12	0,013		

APÉNDICES (INFORMACIÓN ADICIONAL)

APÉNDICE S1 - Área de estudio

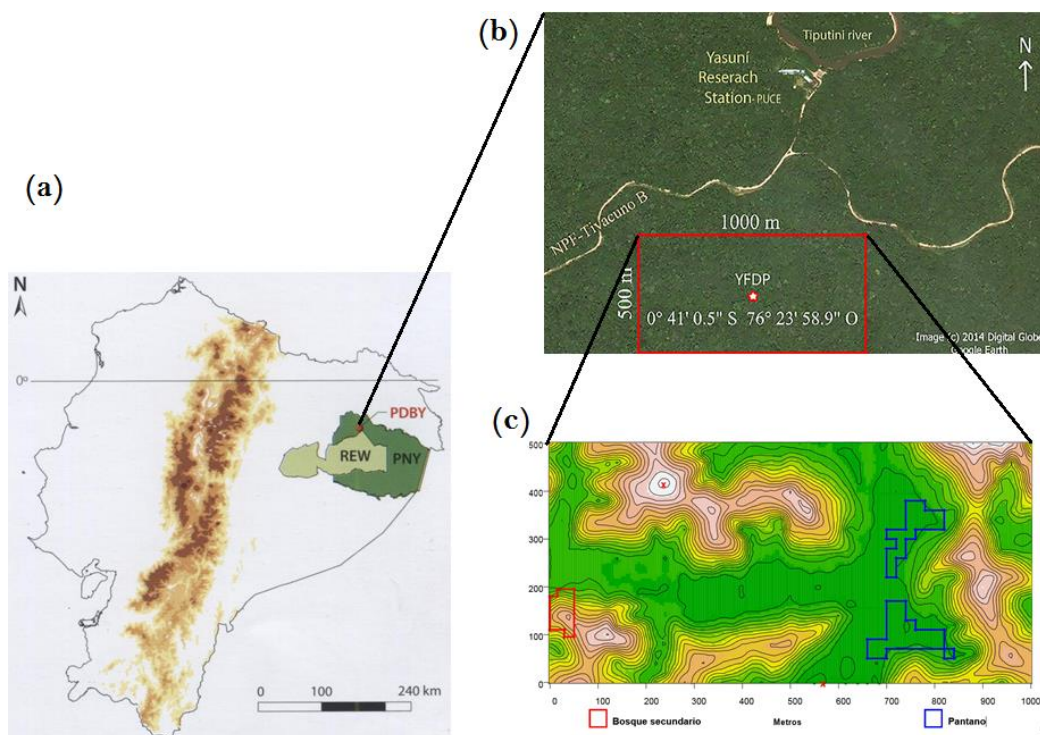


Figura S1. Ubicación del área de estudio - Parcela Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY) (a) Mapa continental del Ecuador mostrando las tres regiones (Costa, Sierra y Amazonía). El polígono verde representa el Parque Nacional Yasuní. El punto rojo representa la parcela de 50 ha “Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY), (b) Locación de la parcela de 50 ha. “Dinámica del Bosque Yasuní” (PDBY) cerca de la Estación Científica Yasuní (ECY), representada por el rectángulo rojo, (c) Mapa topográfico de la parcela de 50 ha “Dinámica del Bosque Yasuní” (YFDP) (1000 x 500 m), que está aproximadamente entre los 215 a 248 metros sobre el nivel del mar. La distancia entre las líneas de contorno es de 2 m. El polígono rojo representa una parte secundaria del bosque y el polígono azul representa una parte de pantano. Los colores verdes

representan los valles. Los colores, amarillo y café representan las colinas. Los tonos rosados son los puntos más altos en las colinas. El punto más alto (248m) y el punto más bajo (215m) están indicados por una X. Imagen modificada de Pérez *et al.* (2014).

Referencia

Pérez, A.J., Hernández, C., Romero-Saltos, H. & Valencia, R. (2014) Árboles emblemáticos de Yasuní Ecuador 337 especies. Publicado por Herbario QCA. Escuela de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

APÉNDICE S2 - Comparaciones de los rasgos de resistencia física entre las especies agregadas y no agregadas

Los diagramas de caja muestran las comparaciones entre las especies agregadas y no agregadas, y evalúan la existencia de alguna diferencia entre los rasgos de resistencia de las hojas en esos dos grupos de especies. La prueba de Kruskal- Wallis fue realizada de acuerdo a los resultados de las pruebas de normalidad de Shapiro- Wilk usando el software estadístico PAST v3.07. Para las especies agregadas, las características de grosor ($W = 0,768$; $P < 0,05$) y corte ($W = 0,778$; $P < 0,05$) no se sujetaron a una distribución normal, mientras que para las características de rasgado ($W = 0,879$; $P = 0,084$) y perforado ($W = 0,956$; $P = 0,722$) sí. Para las especies no agregadas, la mayoría de características físicas mostró una distribución normal ($W > 0,670$; $P > 0,05$) excepto por la prueba de rasgado. En cuanto a la resistencia al corte, se halló una diferencia significativa entre las especies agregadas y no agregadas ($P < 0,05$), en cambio para el resto de las características físicas (grosor, rasgado y perforado) no se hallaron diferencias en la resistencia de sus hojas ($P > 0,08$).

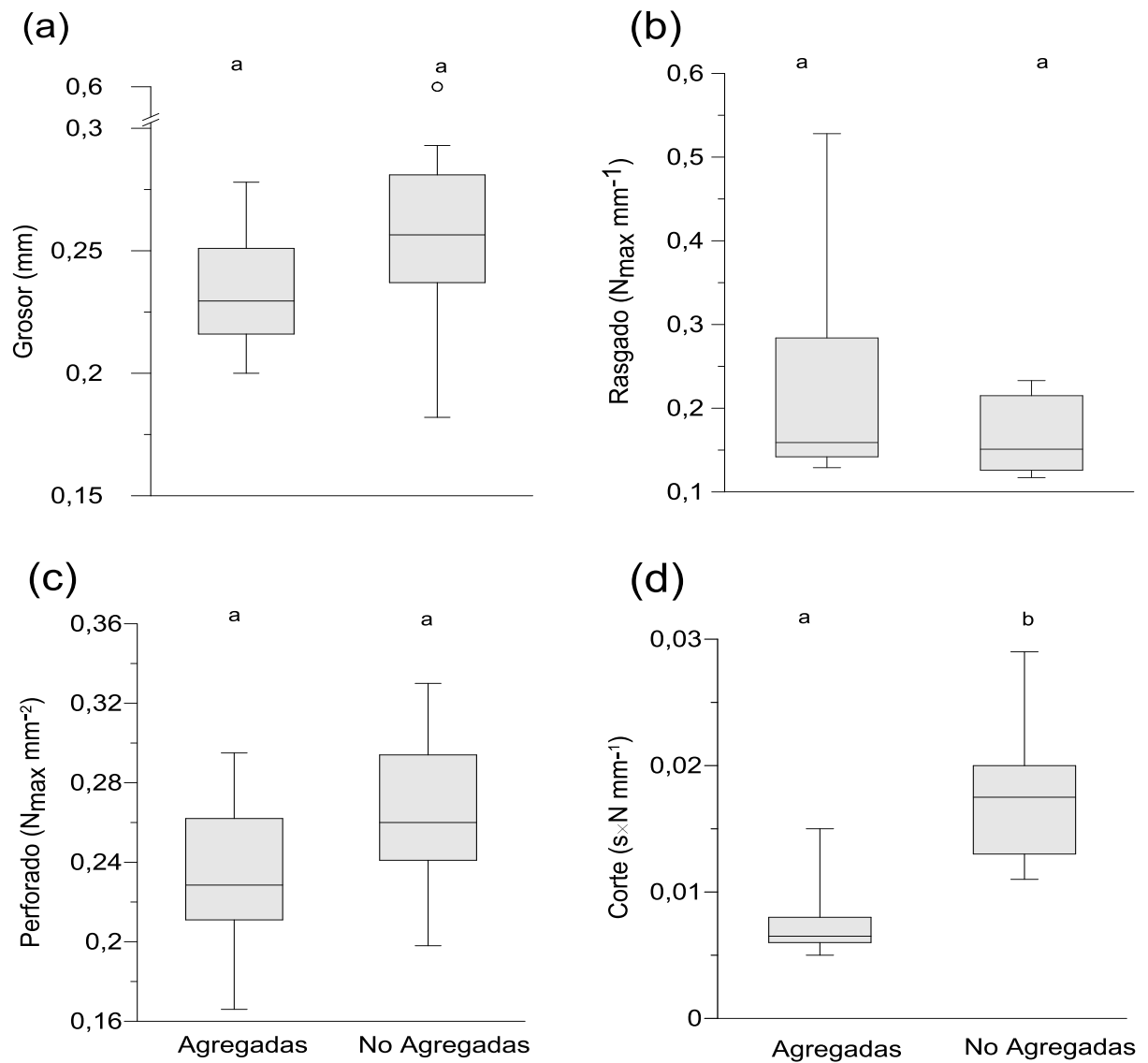


Figura S2. Comparación de los rasgos de resistencia física de las hojas entre los grupos de las especies agregadas y no agregadas representados en diagramas de caja. Las barras horizontales representan la mediana de cada set de datos. Las barras verticales representan los deciles máximos y mínimos. El círculo vacío en (a) muestra un valor atípico correspondiente al valor promedio del grosor de hojas de *Pourouma bicolor*. Una diferencia significativa en la resistencia de la hoja al corte ($P < 0,05$) entre los grupos de las especies agregadas y no agregadas es indicada por la letra “b”.

TABLA S1 - Lista de las especies de plantas y su posición taxonómica

Código	Nombre completo de las especies	Familia	Orden	Tipo de Agregación
AC	<i>Acalypha cuneata</i> Poepp.	Euphorbiaceae	Malpighiales	Agregada
AN	<i>Acidoton nicaraguensis</i> (Hemsl.) G.L. Webster	Euphorbiaceae	Malpighiales	Agregada
EC	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A. Mori	Lecythidaceae	Ericales	No Agregada
EU	<i>Eugenia</i> ‘minicomun’ [nomen nudum]	Myrtaceae	Myrtales	No Agregada
MA	<i>Macrolobium</i> ‘yasuni’ [nomen nudum]	Fabaceae	Fabales	Agregada
MM	<i>Matisia malacocalyx</i> (A. Robyns & S. Nilsson) W.S. Alverson	Malvaceae	Malvales	No Agregada
MO	<i>Matisia oblongifolia</i> Poepp. & Endl.	Malvaceae	Malvales	Agregada
NE	<i>Neea</i> ‘comun’ [nomen nudum]	Nyctaginaceae	Caryophyllales	No Agregada
PB	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	Urticaceae	Rosales	No Agregada
RA	<i>Rinorea apiculata</i> Hekking	Violaceae	Malpighiales	Agregada
RV	<i>Rinorea viridifolia</i> Rusby	Violaceae	Malpighiales	Agregada
SS	<i>Sorocea steinbachii</i> C.C. Berg	Moraceae	Rosales	No Agregada

TABLA S2 - Promedios de los diámetros a la altura del pecho (dap) de los árboles muestreados

Tabla de las especies de plantas del estudio separados entre juveniles y adultos que muestra el número de individuos muestreados (N), promedio del diámetro a la altura del pecho (Dap \bar{X}), la desviación estándar del diámetro a la altura del pecho (Dap σ).

Nombre de la especie	Estadío	N	Dap (\bar{X})	Dap (σ)
<i>Acalypha cuneata</i>	juvenil	10	12,95	2,904
	adulto	10	26,57	6,64
<i>Acidoton nicaraguensis</i>	juvenil	10	8,63	2,911
	adulto	10	23,14	4,206
<i>Macrobium 'yasuni'</i>	juvenil	10	21,12	9,354
	adulto	10	77,77	26,527
<i>Matisia oblongifolia</i>	juvenil	10	15,48	4,991
	adulto	10	42,29	11,195
<i>Rinorea apiculata</i>	juvenil	10	22,03	13,045
	adulto	10	74,95	24,21
<i>Rinorea viridifolia</i>	juvenil	10	17,09	7,387
	adulto	10	57,15	15,996
<i>Eschweilera coriacea</i>	juvenil	10	36,7	14,792
	adulto	10	223,36	101,818
<i>Eugenia 'minicomun'</i>	juvenil	10	20,27	9,03
	adulto	10	93,36	58,283
<i>Matisia malacocalyx</i>	juvenil	10	40,83	19,106
	adulto	10	111,11	32,624
<i>Neea 'comun'</i>	juvenil	10	29,44	14,903
	adulto	10	132,67	51,536
<i>Pourouma bicolor</i>	juvenil	10	56,27	31,481
	adulto	10	300,57	103,933
<i>Sorocea steinbachii</i>	juvenil	10	28,02	13,328
	adulto	10	87,45	64,382

AUTHOR GUIDELINES

Aims and Scope

Journal of Ecology publishes original research papers on all aspects of the ecology of plants (including algae), in both aquatic and terrestrial ecosystems. We do not publish papers concerned solely with cultivated plants and agricultural ecosystems, although manuscripts using such species or systems to address important ecological or evolutionary questions may be considered. Studies of plant communities, populations or individual species are accepted, as well as studies of the interactions between plants and animals, fungi or bacteria, providing they focus on the ecology of the plants.

We aim to bring important work using any ecological approach (including molecular techniques) to a wide international audience and therefore only publish papers with strong and ecological messages that advance our understanding of ecological principles. The research presented must transcend the limits of case studies. Both experimental and theoretical studies are accepted, as are descriptive or historical accounts, although these must offer insights into issues of general interest to ecologists.

Manuscript Structure

Submitted manuscripts must be double spaced with sequential line numbers throughout the entire document. Pages should be numbered consecutively, including those containing acknowledgements, references, tables and figures.

Standard Papers. Standard papers should not normally be longer than 12 printed pages (a page of printed text, without figures or tables carries c. 800 words). The typescript should be arranged as follows, with each section starting on a separate page.

Title page. This should contain:

- a concise and informative title (as short as possible). Do not include the authorities for taxonomic names in the title.
- a list of authors' names with names and full addresses of institutions. Author first names should be provided in full.
- the name of the correspondence author, indicated using an asterisk, to whom decisions and, if appropriate, proofs will be sent. Email address, fax number and current address, if different from above, should be provided.
- a running headline of not more than 45 characters.

Summary. This is called the Abstract on the web submission site. The Summary must not exceed 350 words and should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements. The final point of your Summary must be headed 'Synthesis', and must emphasize the key findings of the work and its general significance, indicating clearly how this study has advanced ecological understanding. This policy is intended to maximize the impact of your paper, by making it of as wide interest as possible. This final point should therefore explain the importance of your paper in a way that is accessible to non-specialists. We emphasize that the Journal is more likely to accept manuscripts that address important and topical questions and hypotheses, and deliver generic rather than specific messages.

Key-words. A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases, excluding words used in the title. One of the keywords must be the subject category that you select for your manuscript as part of the submission process (e.g. "Habitat fragmentation", "Dispersal", etc.).

Introduction. Explain the reasons for carrying out the work, outline the essential background and clearly state the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration.

Materials and methods. Provide sufficient details of the techniques employed to enable the work to be repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in this section but allude to them briefly in Results.

Results. State the results and draw attention in the text to important details shown in tables and figures.

Discussion. Point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

Acknowledgements. If authors refer to themselves as recipients of assistance or funding, they should do so by their initials separated by points (e.g. J.B.T.). Do not acknowledge Editors by name.

Data Accessibility. To enable readers to locate archived data from papers, we require that authors list the database and the respective accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that have been made publicly available. An example of what this section should look like can be found in the Data Archiving Q&A.

References (see "Manuscript specifications" below).

Tables (see “Manuscript specifications” below). Each table should be on a separate page, numbered and accompanied by a legend at the top. They should be referred to in the text as Table 1, etc. Do not present the same data in both figure and table form or repeat large numbers of values from Tables in the text.

Figures (see “Manuscript specifications” below). Figures and their legends should be grouped together at the end of the paper, before the appendices (if present). If figures have been supplied as a list at the end of the text file (as recommended), they should appear above their respective legend. The word figures should be abbreviated in the text (e.g. Fig. 1; Figs. 2 and 3), except when starting a sentence. Photographic illustrations should also be referred to as Figures.

Appendices / Supporting information. Please note that Journal of Ecology no longer publishes Appendices in the printed version, but supporting information may be published in electronic form. Instructions for the preparation of supporting information are available [here](#) and general instructions on supporting information can be found [here](#).

In order to promote the advancement of science through the process of documenting and making available the research information and supporting data behind published studies, the editors of this journal strongly encourage authors to make arrangements for archiving their underlying data.

Essay Reviews, Forum Papers and Future Directions articles. Format and specifications are as for Standard Papers except that any Summary section should be short (no more than 200 words) and the division into Introduction, Materials and methods, Results and Discussion is unlikely to be appropriate. Please see recent editions of the journal for examples.

Manuscript specifications

Manuscripts for review must consist of no more than two files and should, ideally, be a single editable (word processor) file with figures and tables added at the end of the text. This file will be converted to a PDF upon upload. Referees will be given access to the PDF version although the word processor file will remain accessible by the Managing Editor. Authors must therefore open each of the PDF files to check that the conversion has not introduced any errors.

Papers must reach certain standards before referees are asked to consider them: submissions that are not in the correct format, or which cannot be downloaded and printed reliably may therefore be returned to authors without review. Authors should retain their electronic manuscript file in case of any difficulties arising during online submission.

Pre-submission English-language editing. Authors for whom English is a second language may wish to consider having their manuscript professionally edited before submission to

improve the English. Our publisher Wiley provides this service for a fee: http://authorservices.wiley.com/bauthor/english_language.asp. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Language. Journal of Ecology only publishes papers in English and spelling should conform to the Concise Oxford Dictionary of Current English. Journal style is not to use the serial comma (also known as the Oxford or Harvard comma) before and/or/nor unless meaning would otherwise be obscured. Editors reserve the right to modify accepted manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and minor alterations of this nature may not be seen by authors until the proof stage.

Units, symbols and abbreviations. Authors are requested to use the International System of Units (SI, *Système International d'Unités*) where possible for all measurements (see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, it is recommended that they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and methods section. Journal style for time units are: s, min, h, days, weeks, months, years.

Scientific names. Give the Latin names of each species in full, together with the authority for its name, at first mention in the main text. Subsequently, the genus name may be abbreviated, except at the beginning of a sentence. If there are many species, cite a Flora or checklist which may be consulted for authorities instead of listing them in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Give priority to scientific names in the text (with colloquial names in parentheses, if desired).

Manufacturers' names. When a special piece of equipment has been used it should be described so that the reader can trace its specifications by contacting the manufacturer; thus: 'Data were collected using a solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA)'.

Mathematical material. Where ever possible, mathematical equations and symbols should be typed in-line by keyboard entry (using Symbol font for Greek characters, and superscript and subscript options where applicable). Do not embed equations or symbols using Equation Editor or Math Type, or equivalents, when simple in-line, keyboard entry is possible. Equation software should be used only for displayed, multi-line equations and equations and symbols that can not be typed. Suffixes and operators such as d, log, ln and exp will be set in Roman type; matrices and vectors in bold type; other algebraic symbols in italics; and Greek symbols in upright type. Make sure that there is no confusion between similar characters like l ('ell') and 1 ('one'). If there are several equations they should be identified by an equation number (e.g. 'eqn 1' after the equation, and cited in the text as 'equation 1').

Number conventions. Text: Numbers from one to nine should be spelled out except when used with units; e.g. two eyes but 10 stomata; 3 years and 5 kg. Tables: Do not use an excessive number of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements (the number of digits should reflect the precision of the measurement).

Figures (including photographs). Please note that your paper will be published more quickly if instructions on figure content and figure format are followed carefully. Vector graphic figures will give the best possible online publication quality. All illustrations are classified as figures and should be numbered consecutively (Fig. 1, Fig. 2, etc.) and placed in a list at the end of the document. Figures should be cited in the text as, e.g., Fig. 1, Fig. 1a,b, Figs 1 and 2 (no period after Figs), or, if starting a sentence, Figure 1. Each figure must have a legend, presented separately from the figure (i.e. as text rather than as part of the image). The legend should give enough detail so that the figure can be understood without reference to the text. Information (e.g. keys) that appears on the figure itself should not be duplicated in the legend. The figure legend label should be abbreviated, in bold, and end in a period (e.g. Fig. 1.). The figure legend text should end in a full stop.

Please ensure that artwork is prepared to fit across one or two columns or two-thirds width (71 mm, 149 mm or 109 mm, respectively). Wherever possible, figures should be sized to fit into a single column width. To make best use of space, you may need to rearrange parts of figures (e.g. so that they appear side by side). If figures are prepared that will require reduction, please ensure that symbols, labels, axes text, etc., are large enough to allow reduction to a final size of about 8 point, i.e. capital letters will be about 2 mm tall. Lettering should use a sans serif font (e.g. Helvetica or Arial) with capitals used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should not be used within the figure. Units of axes should appear in parentheses after the axis name, as required. All lettering and symbols must be proportioned, clear and easy to read, i.e. no labels should be too large or too small. Figures should not be boxed (superfluous bounding axes) and tick marks must be on the inside of the axes if possible. Label multi-panel figures (a), (b), (c), etc., preferably in the upper left corner. Use greyscales (e.g. 0, 20, 40, 60, 80, 100%) in preference to pattern fills where possible. If colour figures are submitted for colour online publication only, ensure that after conversion to greyscale they remain entirely intelligible for the black-and-white print publication of your paper.

Colour figures (including photographs) must be accompanied by the Colour Work Agreement Form. The cost for colour printing must be met by the author (currently £150 for the first figure, £50 thereafter, exclusive of VAT). If no funds are available to cover colour printing costs, the journal offers free colour reproduction online (with black-and-white reproduction in print). If authors require this, they should write their figure legend to accommodate both versions of the figure within the same legend, and indicate their colour requirements on the Colour Work Agreement Form. This form should be completed in all instances where authors require colour,

whether in print or online. Therefore, at acceptance, please download the form and return it to: Production Editor, Journal of Ecology, Wiley-Blackwell, 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK. Please note that the ORIGINAL HARDCOPY form must be returned in all instances (a faxed or scanned version cannot be accepted). Please note that if you require colour content your paper cannot be published until this form is received.

File formats. At the time of submission, or after acceptance of the manuscript for publication, figure files should be supplied as follows. Photographic figures should be saved in tif format at 300 d.p.i. (or failing that in jpg format with low compression). Line figures should be saved as vector graphics (i.e. composed of lines, curves, points and fonts; not pixels) in pdf, eps, ai, svg or wmf format, or embedded as such in Word, as this enhances their display when published online. Combination figures (those composed of vector and pixel/raster elements) should also be saved in pdf, eps, ai, svg or wmf format where possible (or embedded as such in Word). If line figures and combination figures cannot be saved in vector graphics format, they should be saved in tif format at high resolution (i.e. 600 d.p.i.) (do not save them in jpg format as this will cause blurring). If you are unsure about the quality of your figures, please inspect a small portion by zooming in to check that fonts, curves and diagonal lines are smooth-edged and do not appear unduly blocky or burred when viewed at high magnification. Note that line and combination figures supplied in tif format are downsampled for online publication, authors should therefore preferentially opt for vector graphic formats for these figure types (note, however, that for print publication full resolution files will be used). For full instructions on preparing your figures please refer to our Electronic Artwork Information for Authors page.

Tables and table captions. Tables should be provided in editable format (rather than as embedded images or separate PDF files) with the columns clearly defined (for example, separated tabs or using the table function in Word or similar word processor software).

Data Accessibility. A list of databases with relevant accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that have been made publicly available should be included in this section. For example:

Data Accessibility

- Species descriptions: uploaded as online supporting information
- Phylogenetic data: TreeBASE Study accession no. Sxxxx
- R scripts: uploaded as online supporting information
- Sample locations, IMa2 input files and microsatellite data: DRYAD entry doi: xx.xxxx/dryad.xxxx

Citations and references. Citation to work by four or more authors in the text should be abbreviated with the use of et al. (e.g. Able et al. 1997). Work with the same first author and date should be coded by letters, e.g. Thompson et al. 1991a,b. Citations should be listed in chronological order in the text and separated by a semi-colon, e.g. Zimmerman et al. 1986; Able et al. 1997.

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting. EndNote reference styles can be searched for here: <http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>; Reference Manager Reference styles can be searched for here: <http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>. The references in the Reference list should be in alphabetical order with the journal name unabbreviated. The format for papers, entire books and chapters in books is as follows:

Boutin, C. & Harper, J.L. (1991) A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *Journal of Ecology*, 79, 199-221.

Clarke, N.A. (1983) The ecology of dunlin (*Calidris alpina* L.) wintering on the Severn estuary. PhD thesis, University of Edinburgh, Edinburgh.

Pimm, S.L. (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, London.

Sibly, R.M. (1981) Strategies of digestion and defecation. *Physiological Ecology* (eds C. R. Townsend & P. Calow), pp. 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

References should only be cited as 'in press' if the paper has been accepted for publication. Reference to unpublished works, works in preparation or works under review should be cited as 'unpublished data', with the author's initials and surname given; such works should not be included in the Reference section. Any paper cited as 'in press' or under review elsewhere must be uploaded with the author's manuscript as a 'supplementary file not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the referees.

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Johanna Daniela Cobo Quinche, C.I. 1724185721 autora del trabajo de graduación titulado: “Estrategias de defensa física contra la herbivoría de doce especies de árboles que habitan en poblaciones agregadas y no agregadas dentro de la Parcela Dinámica del Bosque Yasuní, Amazonía del Ecuador “previa a la obtención del grado académico de LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la ley orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Srta. Johanna Daniela Cobo Quinche

CI: 1724185721

Quito, 18 de abril de 2016